Über nutritive Verbindungen der Eizellen mit Nährzellen im Insektenovarium und amitotische Kernprozesse

(vorläufige Mitteilung)

von

Dr. **Heinr.** Ritter v. **Wielowieyski.**

(Mit 2 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 15. Dezember 1904.)

In den Jahren 1885 und 1886 habe ich einige Abhandlungen veröffentlicht,[1] welche den Bau des Insektenovariums, insbesondere die intimen Verbindungen zwischen den Eizellen und anderen Elementen der Eiröhre sowie die Umwandlungen des Kerninhaltes bei jungen Ovarialeiern behandelten.

Als Hauptergebnis diesbezüglicher Untersuchungen habe ich hiebei angegeben, daß die großkernigen Zellen, welche in der Endkammer der Eiröhren der Hemipteren enthalten sind und die von einigen Autoren (insbesondere Will) als Ooblasten angesehen werden — reine Dotterbildungselemente darstellen, die mit der Eibildung nichts gemein haben.

Diese Dotterzellen wurden von mir weiter als mit den Ausläufern der Eizellen — den schon von Lubbock bekannt gemachten Yelk-ducts — verbunden erklärt, wobei ich die

---

1) v. Wielowieyski: Zur Kenntnis der Eibildung bei *Pyrhocoris Apterus.* Zool. Anz. 1885. — Zur Morphologie des Insektenovariums. Zool. Anz. 1886. — O budowie jajnika u owadów (Über den Bau des Insektenovariums). Sitzber. der Nat. Mat. Abteilung der k. k. Akad. d. Wiss. Krakau 1886. — Das Keimbläschenstadium des Geschlechtskernes; ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsprodukte. Zool. Anz. 1886.

letzteren als pinselförmig verzweigt und mit ihren feinsten Verzweigungen bis an die ersteren herantretend darstellte.

Der Längsschnitt der Endkammer wurde somit derweise interpretiert, daß seine äußere zellige Schichte als Dotterzellen parenchym, die innere hyaline, längsstreifige Markschicht als ein Geflecht jener feinsten Dottergänge und deren Verzweigungen gekennzeichnet wurde.

Inwiefern diesbezügliche Polemik die Verhältnisse jener Elemente zueinander definitiv aufzuklären vermochte, erhellt aus dem Umstande, daß, obwohl meiner Darstellung teilweise schon damals, und durch keinen geringeren Forscher als es Professor Korschelt ist — Recht gegeben wurde, dennoch in gewissen Punkten bis auf die jüngste Zeit gewichtige Bedenken entgegengebracht wurden, so daß manches einer erneuerten Untersuchung zu unterziehen war, um den Sachverhalt wenigstens von morphologischer Seite endgültig festzustellen.

Insbesondere ist die Frage strittig geblieben, wie eigentlich die Markschicht der Endkammer beim Hemipterenovarium beschaffen ist — nachdem dieselbe von mir als ein kompliziertes Fasergeflecht, von anderen Forschern dagegen als ein flüßiger Brei aufgefaßt wurde, welcher aus der Auflösung der Zellen der Rindenschicht entstanden — von der Endkammer aus durch die Dottergänge den Eizellen zufließen und denselben sowohl Zellplasma, als auch sogar fertiges Kern-Chromatin zuführen sollte.

Durch diese Kontroverse veranlaßt, benützte ich die sich mir letzten Sommer darbietende Gelegenheit, meine diesbezüglichen Untersuchungen fortzusetzen und zu einer Reihe von Ergebnissen zu gelangen, die meine früheren Resultate einerseits vollkommen bestätigen, andererseits aber dieselben durch neue Daten vervollständigen.

Als Untersuchungsobjekt dienten mir dieselben Hemipteren wie früher, also: Pyrhocoris Notonecta, Cimex, außerdem aber auch Syromastes Nepa, Hydrometra, sowie verschiedene Cicadiden — dann aber auch Aphiden und verschiedene Käferarten, die ich zur Vergleichung herangezogen hatte.

Inwiefern mir diesmal die Schnittmethode eigentlich nichts besonders neues geliefert hat, was ich sonst nicht schon

in meiner polnischen Arbeit abgebildet hätte, so hat mir eine altehrwürdige Methode Ergebnisse gezeitigt, die einige von den hierher gehörenden Fragen endgültig zu lösen in der Lage sind.

Es ist die gewöhnliche Macerationsmethode.

In schwacher Essigsäure und Alkohol mehrere Stunden lang eingetaucht, können die Endkammern der Hemipteren in ihre einzelnen Elemente derart zerlegt werden, daß in diesbezüglichen, in Glyzerin untersuchten Stücken jede Zelle und jede Faser für sich untersucht und behandelt werden kann.

Ein Blick auf ein solches Macerationspräparat zeigt auf den ersten Blick die vollkommene Richtigkeit meiner ursprünglich auf Schnitten dargelegten Anschauung: die einzelnen jungen Eizellen werden mit ihren, oft ihre Längsdurchmesser beinahe ums 20fache übertreffenden Dottergänge herauspräpariert, wobei diese Yelk-ducts bis zu ihren feinsten Verzweigungen in der Endkammer zu verfolgen sind.

Das Bild, welches man hiebei bekommt (Fig. 1), erinnert an einen Blumenstrauß, dessen Stengel ungefähr im ersten Dritteil durch eine Zusammenschnürung fester aneinander gepreßt, in beiden entgegengesetzten Richtungen auseinandergehend, hier mit Eizellen, dort mit Dotterzellen verbunden sind, wobei strikt nach dem Vergleichsobjekte gegen die ersteren zu eine Verdickung, gegen die letzteren eine Verdünnung und Verzweigung der Stengel zu beobachten ist.

Den letzten Verzweigungen dieser Dottergänge, die sehr zart sind und leicht in Brüche gehen, haften die bekannten Nähr- oder Dotterzellen an, wobei zu konstatieren ist, daß die Verbindung durch das verjüngte Ende der im allgemeinen birnförmig gestalteten Dotterzellen stattfindet und eine so intime ist, daß man die Grenze zwischen der Zelle und dem aus ihr hervorsprossenden Faden nicht entdecken kann und denselben deshalb als einen integrierenden Ausläufer der Zelle ansehen muß.

Wie nunmehr die Ernährung der Eizelle der Hemipteren stattfindet, scheint von morphologischer Seite vollkommen aufgeklärt zu sein.

Die Eizelle schöpft nun nicht — wie es so viele Autoren behauptet haben — ihr Nährmaterial aus einer desorganisierten Plasmamasse, welche etwa als Detritus der Endkammerzellen zu gelten hätte, sondern sie wird durch ein System lebender Zellorgane gefüttert, die zum Teil als Pseudopodien (Dottergang und dessen Verzweigungen) zum Teil als Drüsenzellen (Dotterzellen der Endkammer) fungieren.

Alle Zerfallserscheinungen, die man in der Endkammer als Quelle der Nährsubstanz der Eizelle betrachtete (Korschelt, Stuhlmann, J. Groß, Lehrbuch von Korschelt-Heider u. a.), erweisen sich entweder — wie ich es schon l. c. behauptete — als Kunstprodukte, die bei der Präparierung dieser äußerst zarten Organe leicht entstehen und unseren Einblick in diese interessanten Ernährungswege vereiteln, oder dürften erst nach erfolgter Obliterierung diesbezüglicher Dottergänge stattfinden. Die Endkammerzellen erscheinen somit bei all den untersuchten Wanzenarten als drüsige Elemente, die zur Zeit ihrer Funktionsperiode ihre Individualität beibehalten und nur mittelst der pseudopodienartigen Ausläufer mit jungen Eizellen in Verbindung stehen, einen nutritiven Apparat derselben bildend.

Diesem Typus schließen sich am nächsten die Aphiden bei der Bildung der Wintereier an, wie es schon seinerzeit von Claus in Hauptumrissen bekannt gemacht wurde. An den Fortsätzen der Eizellen, die nach seiner Beschreibung in die aus wenigen Dotterzellen zusammengesetzte Endkammer herantreten, ist ebenfalls eine pinselförmige Verzweigung zu konstatieren, wobei die Verschmelzung je einer von diesen Endverzweigungen mit entsprechender Dotterzelle beobachtet werden kann (mir ist dies insbesondere bei Aphis platanoides gelungen). Der Unterschied von der vorhergehenden Gruppe besteht nur darin, daß, indem bei den Wanzen eine sehr große Anzahl Eizellen ihre Pseudopodien in die Endkammer entsenden und der Markraum der letzteren ein sehr kompliziertes Geflecht von feinen Fäserchen darstellt, hier nur je eine oder höchstens zwei Eizellen zu Wintereiern werden und das ganze Ernährungssystem somit ein viel einfacheres ist.

Als einen gewissen Übergang zu dieser Einrichtung könnten wir den Vorgang bei einigen sogenannten meroïstischen Ovarien der Hymenopteren und Lepidopteren anführen, wo hie und da mehr oder weniger stumpfe Fortsätze diesbezüglicher Eizellen in die darüberliegende Dotterkammer entsendet werden, ohne aber mittelst besonderer Verzweigungen mit den einzelnen Dotterzellen zusammenzuwachsen.

Anschließend an die Verhältnisse bei den Hemipteren müssen wir diejenigen bei den Coleopteren (mit Ausnahme der Carabiden und Dytisciden, die recht abweichende Verhältnisse zur Schau tragen) im Kurzen besprechen, da dieselben äußerlich denjenigen bei den Hemipteren ziemlich ähnlich, rücksichtlich ihrer feineren Struktur und Funktion mit denselben doch allzu weitgehend identifiziert wurden.

Bei *Geotrupes, Melolontha, Telephorus, Cantharis, Coccinella* und anderen, die ich untersuchte, habe ich schon l. c. eine Endkammer beschrieben, die mit derjenigen der Hemipteren auch darin übereinstimmt, daß sie oberhalb des Keimlagers eine parenchymatische Ansammlung gleicher, ziemlich großkerniger Zellen enthält.

Auf Längsschnitten, die ich schon damals anfertigte und die ich jetzt wiederholt aus frischem Material herzustellen die Gelegenheit hatte, ist mir auch jetzt vergönnt gewesen, mich zu überzeugen, daß diese Endkammern keine zellenlose Markschichte respektive »freie Plasmamasse« enthalten, aus welcher ein breiiger Zellendetritus den Eizellen entgegenfließen würde, um so weniger auch protoplasmatische Fortsätze der Eizellen enthalten, sondern in ihrem ganzen Innern von gleichartigen, dicht aneinanderliegenden, verhältnismäßig kleineren Zellen vollgestopft sind.

Die Zellen sind vieleckig abgeplattet, fest aneinandergepreßt, aber deutlich begrenzt und durch Maceration von einander trennbar. Im unteren Teile der Endkammer grenzen sie an das Keimlager, das heißt an die Anhäufung embryonaler Eizellen, die sich von ihnen an dieser Grenzlinie durch ihre verhältnismäßig kleinen, im weiteren Verlaufe gegen den unteren Teil der Eiröhre zu, immer wachsenden Dimensionen als reifende Eizellen unterscheiden.

Den Mangel der Dottergänge habe ich l. c. als ein Hindernis aufgefaßt, die Endkammer des Imagostadiums für ein dotterbildendes Organ aufzufassen, nachdem die Eizellen von den Dotterzellen durch das Keimlager gesondert erscheinen. Wenn man aber die jüngeren Stadien ins Auge faßt, wo die Eizellen (als Keimzellen) noch alle im Keimlager befindlich sind und somit beinahe unvermittelt an die Dotterzellen grenzen — kann man annehmen, daß die nutritive Tätigkeit letzterer auch ohne Anwesenheit der Dottergänge in diesen Stadien vor sich gehen kann.

Die in diesem Falle von den Endkammerzellen produzierten Nährsäfte würden hier somit, wie bei denjenigen Insekten, welche sogenannte meroïstische Ovarien (das heißt oberhalb einer jeden Eikammer je eine Dotterkammer) besitzen, durch die Intercellularräume zirkulierend, bis an die jungen Eizellen herandiffundieren. Daß in diesem Stadium (welches der mutmaßlichen Funktionszeit dieses Organes entspricht), die nutritive Tätigkeit dieser Zellen dem Ei gegenüber auf cytolytischem Wege erfolgen sollte, habe ich vollen Grund zu bestreiten, worin ich mit Robes (Eibildung bei Rhizotrogus solstitialis, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 67) übereinstimme. Andeutungen etwaiger amöboïdalen Formveränderungen der jüngsten Eizellen, wie man sie in gewissen Fällen wahrnimmt, können hier als begünstigende Momente (Flächenvergrößerung etc.) gelten.

Wenn wir nach der prinzipiellen Bedeutung der hier behandelten Vorgänge fragen, so müssen wir zugeben, daß solcherlei Zellverbindungen, wie dieselben in angeführten Ovarien der Hemipteren vorkommen, zwar in sonstigen tierischen (vergl. Schubergs Zellverbindungen etc., Zeitschr. f. wiss. Zool. 1904) und sogar pflanzlichen Geweben bekannt sind — im Gebiete der Keimzellen einen selteneren Fall darstellen. Die typische Isoliertheit der reifen Eizelle wird hier ja durch innige Verschmelzung derselben mit Gewebszellen ersetzt — wohl mit Gewebszellen, deren Ursprung demjenigen der Eizelle selbst am nächsten liegt, indem beiderlei aus demselben Keimparenchym entstehen.

Um auch noch entferntere Analogien im Tierreiche anzuführen, wo die Eizelle mittelst protoplasmatischer Fortsätze mit

Nährzellen oder ähnlichen Gebilden im Zusammenhange steht, so haben wir bei wirbellosen Tieren vielleicht nur auf die mit einer Rhachis versehenen Ovarien der Nematoden *(Ascaris)*, oder aber auf solche bei den Lamellibranchiaten zu verweisen *(Cyclas, Scrobicularia)*. Dieses letztere Beispiel wäre um so treffender, als hier charakteristisch gestielte, durch einen langen Fortsatz mit dem Eierstocksepithel verbundene Eizellen vorliegen, welche während der Stoffaufnahme mit einzelnen Epithelzellen in einem so regen Verkehr stehen, daß die Zellgrenzen dieser letzteren (nach Stauffacher) gegen den Eistiel gänzlich verwischt werden.

Weiterhin ist hier aber auch an das Verhalten der Eizellen im Eierstock der Säugetiere gegenüber ihren Follikel-(Granulosa)-Zellen zu erinnern, welches zuerst von Flemming,[1] dann von G. Retzius (Vortrag in der anatomischen Gesellschaft in Berlin 10. Oktober 1889) bekannt gegeben wurde.

Nach diesen Untersuchungen soll das Protoplasma des Säugetiereies mit den dasselbe umgebenden Granulosazellen vermittels feiner Fädchen verbunden sein, die durch die poröse Zona pellucida hindurchdringen. Diese Protoplasmafädchen, die hier den Ernährungsweg der Eizelle demonstrieren und auf den Ernährungsvorgang der Eizelle ein Licht werfen, stellen nun ein unzweifelhaftes Analogon zu den von uns oben behandelten pseudopodienartigen Dottergängen der Hemipteren dar.

In allen solchen Fällen finden wir eine Ernährungsweise der Eizelle vor uns, wo zwischen der ernährenden Blutflüssigkeit und dem zu ernährenden Gebilde ein lebender Zellorganismus als Vermittler auftritt, dessen Plasma mit demjenigen der Eizelle innigst verwachsen, ein einheitliches Ganzes darzustellen scheint.[2]

Zum Schlusse dieser vorläufigen Mitteilung erlaube ich mir auf gewisse bemerkenswerten Phänomene hinzuweisen, die an den Zellkernen oben geschilderter Dotterzellen der Endkammer bei den Hemipteren zu beobachten sind, aber weder

---

[1] Flemming: Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882.

[2] Vgl. auch die frisch erschienene Arbeit von Mollison: »Die ernährende Tätigkeit des Follikelepithels bei *Melolontha*.« Zeitschr. f. wiss. Zool. 1904.

bei den Aphiden, noch bei den Käfern, noch bei den Dotterzellen der meroïstischen Ovarien vorzukommen scheinen.

Diese Prozesse bestehen in amitotischer Kernteilung, die in diesen Zellen vorkommt, irrtümlich aber als eine mit cytolitischen Vorgängen innig verknüpfte Erscheinung betrachtet wurde, nachdem es feststeht, daß die Eiernährung nicht durch Auflösung der Dotterzellen stattfindet.

Inwiefern ich diesen letzteren Vorgang ganz abweichend deuten muß und eine Cytolyse nur eventuell nach vollkommenem Abschlusse der Tätigkeit jener Zellen für zulässig halte — glaube ich auf Grund diesbezüglicher Beobachtungen das Vorkommen der Amitose an jenen Zellkernen nicht bestreiten zu dürfen. Wiewohl ich nämlich die in der neuesten Arbeit von Groß[1] gezeichneten Kernbilder als zum großen Teile durch die Präparation verändert ansehen muß (was auch darin zum Ausdruck kommt, daß der Verfasser auf Grund derselben Präparate die Markschicht der Endkammer ganz irrtümlich als homogene Plasmamasse beschreibt) — habe ich dennoch so prägnante Achterfiguren und eingeschnürte Nucleolen zur Ansicht bekommen (Fig. 5, 7, 8), daß ich nunmehr keinen Zweifel mehr hege, daß es sich hier um amitotische Kernteilung oder Kernzerteilung handelt. Einen mittelbaren Beweis für diese Behauptung sehe ich außerdem in der Beobachtung, daß in den Endkammern der Larven dieser Tiere meist nur einkernige Dotterzellen vorkommen, wogegen die Zahl der zwei- und mehrkernigen mit der Reifung der Tiere bedeutend anwächst, ohne daß in diesem Stadium auch nur eine einzige karyokinetische Teilung an diesen großen und deutlichen Zellkernen vorzufinden wäre.

Inwiefern ich den amitotischen Vorgang an wenigen unzweifelhaften Fällen zu beobachten in der Lage war, kann ich denselben dahin formulieren, daß er bei Notonecta mit einer ziemlich gleichen Halbierung des entsprechend verlängerten Kernkörperchens beginnt, sodann eine Einschnürung des oval gewordenen Kernumrisses erfolgt (Fig. 5, 6, 7, 8), wonach bei gleichzeitiger Einschnürung der Seitenwände

---

[1] Jul. Groß, Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage. Zeitschr. für wiss. Zool. 1900.

eine Scheidewand zwischen beiden Kernpartien sichtbar wird. (Fig. 9, 10.)

Was das Chromatin des Zellkernes anbelangt, so tritt dasselbe bei Notonecta und Nepa teilweise als ein aus rundlichen Mikrosomen bestehender Faden auf, der dicht unter der Kernmembran verläuft, wodurch auch der von Conklin[1] beobachtete freie Raum um den Nucleolus erklärlich wird (Fig. 4, 6), teilweise aber auch in Form von vieleckigen Körnern, welche im Verlaufe eines hyalinen Fadennetzes zu liegen scheinen. (Fig. 7, 8.)

Daß der Eintritt der amitotischen Kernteilung eine Alterserscheinung und einen Vorläufer des Absterbens desselben darstellt, ist wohl nicht zu bestreiten, nachdem es ziemlich allgemein bestätigt wurde, daß solcherlei Zellkerne nicht mehr karyokinetische Teilung durchmachen können. Nachdem wir aber unwiderleglich dargetan haben, daß die Dotterbildungszellen im Laufe ihrer eiernährenden Funktion keiner Auflösung (Cytolyse) unterliegen, vielmehr aber als scharf individualisierte Elemente mit den Eifortsätzen kommunizieren — müssen wir annehmen, daß hier die amitotische Kernteilung eine Begleiterscheinung der Dotterausscheidung ist.

Daß dieselbe nicht als conditio sine qua non solcher Prozesse anzusehen ist, erhellt aus dem Umstande, daß dieselbe in anderen Dotterbildungszellen (z. B. in den Dotterkammern sämtlicher meroïstischen Ovarien) nicht vorgefunden wurde, vielmehr diese letzteren nach Ende ihres Lebenslaufes selbständig, unter charakteristischem Zusammenfließen des Chromatins der Zellkerne in Stücke zerfallen, eventuell auch (wie es schon beobachtet wurde) von der Eizelle phagocytiert werden. (De Bruyne Archives de Biol. T. 15. 1898.)

Um die Bedeutung der auf solchem Wege eintretenden Vielkernigkeit der Dotterzellen einigermaßen zu erklären, dürfte es vielleicht zulässig erscheinen, die amitotische Kernteilung der Nährzellen der Hemipteren als im Dienste der Flächenvergrößerung der Kernsubstanz stehend zu betrachten

---

[1] Conklin, Amitosis in the egg follicle cells of the Cricket. American Naturalist 1903.

und mit demjenigen Vorgang zusammenzustellen, wo der anfangs rundliche Kern der Dotterzellen gewisser meroïstischen Ovarien (z. B. bei *Forficula* nach Korschelt) in späterer Entwicklung vielfach ausgebuchtet und quasi mit Pseudopodien ausgestattet erscheint, welche als Flächenvergrößerung des Nährzellkernes zu erklären sind.

Olejowa bei Horodenka (Galizien),
im November 1904.

Tafelerklärung.

Fig. 1. Macerationspräparat aus der Endkammer des Ovariums von *Notonecta glauca*. Die Nährzellen deutlich gesondert, hängen mit ihren Ausläufern an den Endverzweigungen der Dottergänge, welche von den zum Teil in der unteren Partie des Präparates befindlichen, zum Teil tiefer unten in der Eiröhre liegenden, jedoch abgerissenen Eizellen herrühren. Nach Zeiß. D. 2. mit der Kammer gezeichnet und nachher verkleinert. Vergr. zirka 200.

Fig. 1*a*. Endverzweigung eines Dotterganges mit daran haftenden Nährzellen, stärker vergrößert.

Fig. 1*b*. Teil des Fasergeflechtes aus dem Markraume der Endkammer. Zeiß. F. 2. Vergr. 550.

Fig. 2. Zwei frisch herausgerissene und in der Blutflüssigkeit untersuchte Nährzellen desselben Organes. *(a)* einkernig, *(b)* zweikernig. Kerne wasserhell mit deutlich hervortretenden Nucleolen. Zeiß. F. 2. Vergr. 550.

Fig. 3. Zwei ähnliche Zellen nach Behandlung mit Essigsäure-Alkohol und Methylgrünfärbung. Chromatin durch Gerinnung sichtbar geworden und tief grün gefärbt. Nucleolen ungefärbt. Protoplasma fein granuliert. Vergr. F. 2. 550.

Fig. 4. Nährzellen aus der Endkammer des Ovariums von *Nepa cinerea*. Essigsäurealkohol. Doppelfärbung Eosinmethylgrün, wobei das Chromatin dunkelviolett, die Nucleolen rot werden, alle Figuren bei F. 2. n. d. Kammer gezeichnet. Vergr. 550. Chromatinfaden aus deutlichen Mikrosomen zusammengesetzt, spiralig im Zellinhalt gewunden. Protoplasma außer dem großen Ausläufer noch mit zwei feinen versehen.

Fig. 5. Mikrosomen. Weniger regelmäßig angeordnet. Nucleolus stark verlängert, wahrscheinlich zur Teilung anschickend.



Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.